

УДК [599.74:591.53](571.65/.66)

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ: ТИХООКЕАНСКОГО МОРЖА И ЛАХТАКА (CARNIVORA, MAMMALIA)

Е. Н. Горлова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: gorlova.k@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

История трофического взаимодействия двух бентософагов: тихоокеанского моржа и лахтака (Carnivora, Mammalia). – Горлова Е. Н. – С помощью изотопного анализа рассмотрена динамика относительного трофического положения моржа и лахтака в бентосных экосистемах Берингова и Чукотского морей на протяжении последних 2500 лет. Показано, что положение этих видов в трофической сети в течение всего указанного периода существенно различалось. Лахтак стабильно занимал более высокий трофический уровень по сравнению с моржом в разные периоды позднего голоцена.

Ключевые слова: морж, лахтак, трофическая структура, стабильные изотопы, межвидовая конкуренция.

History of the trophic interactions of two benthic consumers: walrus and bearded seal (Carnivora, Mammalia). – Gorlova E. N. – The dynamics of the relative trophic levels of the walrus and bearded seal in benthic ecosystems of the Bering and Chukchi seas over the last 2,500 years was investigated using carbon and nitrogen stable isotope tracers. The positions of these species in the benthic food web were significantly different for the whole time period. The bearded seal occupied a higher trophic level relative to the walrus throughout the late Holocene.

Key words: walrus, bearded seal, trophic structure, stable isotope, interspecific competition.

ВВЕДЕНИЕ

Тихоокеанский морж (*Odobenus rosmarus divergens* Illiger, 1815) и лахтак (*Erignathus barbatus* Erxleben, 1777) – два пагофильных вида морских млекопитающих, совершающие сезонные миграции из Берингова моря в Чукотское и обратно и являющиеся одними из основных высших консументов бентосных экосистем шельфовой области обоих морей.

Основными объектами питания моржа являются двустворчатые и брюхоногие моллюски, в меньшей степени – ракообразные и черви (Lowry et al., 1980; Fay, 1982; Fay et al., 1984; Sheffield, Grebmeier, 2009). Зимой животные проводят в Беринговом море, а весной мигрируют в основном в западную часть Чукотского моря (Гептнер и др., 1976; Fay, 1982). Многолетние исследования содержимого желудочно-кишечного тракта тихоокеанского моржа показали, что в районе моржа в период нагула в Чукотском море преобладают гастроподы, тогда как в Беринговом море – двустворчатые моллюски (Sheffield, Grebmeier, 2009).

Рацион лахтака включает в себя большой спектр бентосных и эпибентосных видов, варьирующий в зависимости от мест обитания (Пихарев, 1941; Finley, Evans,

1983; Antonelis et al., 1994; Dehn, 2005). Лахтак распространён вдоль всего шельфа Чукотского и Берингова морей и также совершает сезонные перемещения вместе со льдами в направлении север – юг (Федосеев, 2005). Ранние исследования содержимого желудочно-кишечного тракта указывали на ведущую роль бентосных беспозвоночных в питании этого тюленя (Пихарев, 1941; Косыгин, 1966, 1971; Тихомиров, Кизеветтер, 1966). Считалось, что лахтак занимал сходное трофическое положение с моржом в морских экосистемах и даже высказывались предположения о возможной конкуренции между видами (Cleator, 1996; Lowry et al., 1980; Pauly et al., 1998; Simpkins et al., 2003). Более поздние работы, проводившиеся на рубеже XX и XXI вв., показали, что в настоящее время значение рыб в питании лахтаклов существенно выше (Hobson, Welch, 1992; Antonelis et al., 1994; Dehn, 2005). На основании наблюдаемых на протяжении XX в. изменений была выдвинута гипотеза о расхождении трофических ниш, занимаемых моржом и лахтаком, как следствие перестроек в экосистемах Берингова моря, произошедших под действием высокой антропогенной и климатической нагрузки (Dehn, 2005).

Проверить выдвинутую гипотезу можно, имея данные о питании видов в прошлом. Известно, что соотношения стабильных изотопов азота и углерода в тканях консументов являются индикаторами их диеты. Содержание тяжёлого изотопа азота ($\delta^{15}\text{N}$) служит оценкой относительного трофического положения животного в цепи питания. При переходе на каждый следующий трофический уровень величина $\delta^{15}\text{N}$ увеличивается примерно на 2 – 5‰ (Koch, 1998; Hedges et al., 2006; Szpak et al., 2012), поэтому, сравнивая изотопный состав разных животных, можно составить представление об их взаимном расположении в трофической сети. Изменение доли тяжёлого изотопа углерода ($\delta^{13}\text{C}$), напротив, на разных трофических уровнях изменяется слабо и поэтому хорошо отражает усреднённый изотопный состав жертв и первичных продуцентов. В экологических исследованиях величина $\delta^{13}\text{C}$ служит индикатором путей попадания в организм различных источников углерода, которые, как правило, зависят от пространственного расположения участков питания, например, от географической широты, глубины и расстояния от берега (O’Leary, 1988; Boutton, 1991; Hobson et al., 1994; France, 1995).

Для выявления особенностей питания и относительного трофического положения моржа и лахтака в прошлом был измерен изотопный состав коллагена костей этих животных, живших в разные периоды на протяжении позднего голоцена. Целью исследования: проверка гипотезы о недавнем расхождении двух видов в трофической сети и установление их относительного трофического положения на протяжении последних столетий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Кости моржа и лахтака, использованные в данном исследовании, были получены в результате раскопок археологического памятника чукотской зверобойной культуры, расположенного на российском побережье Берингова пролива (66°02' с.ш., 169°56' з.д.). Археологический памятник представляет собой небольшое поселение, формирование культурных слоёв которого происходило последовательно и непрерывно в течение 200 – 2500 лет назад (Динесман и др., 1996).

Определение времени отложения культурных слоёв проводилось с помощью радиоуглеродного метода. Всего было сделано 11 датировок. Измерения проводились в Лаборатории исторической экологии (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН). Материалом для радиоуглеродного датирования послужили фрагменты рёбер, позвонков и фаланг морских млекопитающих (тюленей и моржа). На основании полученных датировок были построены кривые роста отложений и рассчитаны 10 – 90% доверительные интервалы для последовательно накапливавшихся слоёв. Калибровка дат проводилась в программе *Bchron v 3.1.5.* с использованием калибровочной кривой *Marine 09.* В процессе калибровки были сделаны поправки на $\delta^{13}\text{C}$ образца и коррекция на ΔR , принятую для этого региона за 380 ± 20 (Хасанов и др., 2013; McNeely et al., 2006).

Кости млекопитающих для изотопного анализа отбирались с учётом принадлежности к возрастному классу таким образом, чтобы исключить из рассмотрения молодых животных, питающихся или недавно переставших питаться молоком матери, так как известно, что детёныши млекопитающих обогащены ^{15}N по сравнению со взрослыми (Горлова и др., 2012; Hobson, Saese, 1998; Newsome et al., 2006). Всего было проанализировано 106 костей моржа и 141 кость лахтака. Все образцы принадлежали разным особям.

Из каждой кости были выделены образцы коллагена при помощи модифицированного метода, рекомендуемого для подготовки радиоуглеродных образцов (Longin, 1971; Jørkov et al., 2007). При помощи электрического гравёра с поверхности кости срезали верхний загрязнённый слой, затем вырезался фрагмент компактной части кости весом примерно 0.2 – 0.5 г. Минеральную составляющую кости удаляли в 1M растворе соляной кислоты в течение 48 ч при температуре 2 – 4°C, после чего образец тщательно отмывали от солей дистиллированной водой. Далее при температуре 90°C в течение 24 ч коллаген растворяли в соляной кислоте ($\text{pH} = 2.5$), высушивали в сушильном шкафу и измельчали.

Навески сухого коллагена по 450 – 550 мкг упаковывали в оловянные капсулы. Определение изотопного состава проводили на элементном анализаторе (Thermo Flash 1112) и изотопном масс-спектрометре Thermo DeltaV Plus в Центре коллективного пользования при Институте проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

Изотопный состав азота и углерода выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта, δ (‰):

$$\delta X = [(R_{\text{образца}} / R_{\text{стандарта}}) - 1] \times 1000,$$

где X – это ^{15}N или ^{13}C , а R – соответствующие соотношения $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ или $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

Для азота в качестве международного стандарта был принят N_2 атмосферного воздуха, для углерода – «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB). Оборудование было откалибровано относительно стандартных материалов, предоставленных МАГАТЭ (глутаминовая кислота USGS 40 ($\delta^{15}\text{N} = -4.5\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C} = -26.4\text{‰}$), глутаминовая кислота USGS 41 ($\delta^{15}\text{N} = 47.6\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C} = +37.6\text{‰}$) и целлюлоза IAEA-CH₃ ($\delta^{13}\text{C} = -24.7\text{‰}$)). В качестве рабочего лабораторного стандарта использовали ацетанилид ($\delta^{15}\text{N} = -4.7\text{‰}$; $\delta^{13}\text{C} = -26.8\text{‰}$). Образцы рабочего стандарта анализировали после каждой 8 – 10-й пробы. Кроме того, в каждую се-

рию образцов (около 100 измерений) включали 3 – 4 пробы стандартных материалов МАГАТЭ (USGS 40 и/или IAEA-CH3). Аналитическая погрешность измерения (стандартное отклонение лабораторного стандарта $n = 6 - 8$) была в пределах $< 0.2\%$ для $\delta^{15}\text{N}$ и $< 0.15\%$ для $\delta^{13}\text{C}$.

Коллаген кости обладает относительно стабильной структурой, однако при длительном захоронении и/или под действием неблагоприятных условий аминокислотный состав может изменяться, нарушая, таким образом, исходный изотопный состав. Главными индикаторами качества исследуемого коллагена служат соотношение C/N и общее содержание углерода и азота (%N, %C) (DeNiro, 1985; Ambrose, 1990), которые также были измерены во всех образцах совместно с определением изотопного состава.

Статистическая обработка материала производилась с использованием программ Statistica 6.0 и R 2.14.2. При проверке распределений на нормальность использовался критерий Шапиро – Уилка (Гмурман, 2003). Проверка равенства дисперсий производилась при помощи F -критерия Фишера и теста Левина (Халафян, 2007). Для сравнения средних значений изотопных сигналов между двумя разными видами использовали тест Стьюдента (t -критерий) (Snedecor, Cochran, 1989) или тест Манна – Уитни (Lehmann, 2006). Тест Стьюдента использовался при сравнении выборок с нормальным распределением и одинаковыми дисперсиями, Манна – Уитни – во всех остальных случаях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изотопный состав коллагена костей был измерен для 106 особей моржа и 146 особей лахтака. В среднем для моржей позднего голоцена величина $\delta^{13}\text{C}$ составила $-12.7 \pm 0.5\%$, величина $\delta^{15}\text{N}$ – $13.2 \pm 1.5\%$, для лахтаков – $-12.7 \pm 0.6\%$ и $16.1 \pm 1.5\%$ соответственно.

В норме молекула коллагена характеризуется соотношением C/N, заключённым в интервале от 2.9 до 3.6, а содержание азота выше 10% (DeNiro, 1985; Ambrose, 1990; Secanti et al., 2007). В процессе захоронения в первую очередь из коллагена удаляется азот, поэтому соотношение C/N в образцах плохой сохранности выше указанного диапазона, а содержание азота, соответственно, ниже. Во всех проанализированных образцах коллагена соотношение C/N соответствовало значениям элементного состава свежей кости (от 3.1 до 3.6) или процентное содержание азота превышало 10%. Таким образом, условия захоронения в данном случае не повлияли на изотопный состав, поэтому $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей древних животных отражают их реальные диету и положение в трофической сети и не являются видоизменёнными под действием посмертных процессов.

Как уже упоминалось, величина $\delta^{15}\text{N}$ увеличивается при продвижении вверх по трофической сети (Kelly, 2000). Изотопный состав азота в коллагене субфосильных костей моржа и лахтака существенно отличался (тест Стьюдента, $t = 14.8$; $p < 0.001$), что указывает на различия в занимаемых этими видами трофических позициях. Низкое содержание тяжёлого изотопа азота в коллагене костей моржа, вероятно, связано с питанием объектами более низких трофических уровней по сравнению с лахтаком.

Соотношение изотопов углерода в коллагене костей морских животных отражает район их питания. Бентосные экосистемы в связи с низким уровнем перемешивания вод и меньшим содержанием растворённого углекислого газа обогащены ^{13}C по сравнению с пелагическими (France, 1995; Clements, Koch, 2001; Montoya, 2007). Сходные причины обуславливают и различия между $\delta^{13}\text{C}$ прибрежными зарослями макрофитов и $\delta^{13}\text{C}$ фитопланктона открытых районов моря (France, 1995). Средние значения величин $\delta^{13}\text{C}$ коллагена костей древних животных были сходны (тест Стьюдента, $p > 0.05$). Относительно высокое содержание тяжёлого изотопа углерода в коллагене костей обоих видов указывает на их питание донными животными и/или вблизи от берега.

Таким образом, данные изотопного анализа не противоречат представлениям о питании обоих видов в настоящее время. Для того же, чтобы сопоставить трофическое положение моржа и лахтака в прошлом и в настоящее время, можно сравнить изотопный состав тканей животных, живших в эти периоды. На рис. 1 совместно с результатами изотопного анализа субфоссильных костей приведены данные измерений изотопного состава мышечной ткани моржа и лахтака, добытых охотниками в 1996 – 2001 гг. в юго-восточной части Чукотского моря (мыс Барроу, Аляска) (Dehn, 2005). Непосредственно сравнивать величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ разных тканей между собой нельзя, так как коллаген кости отличается по изотопному со-

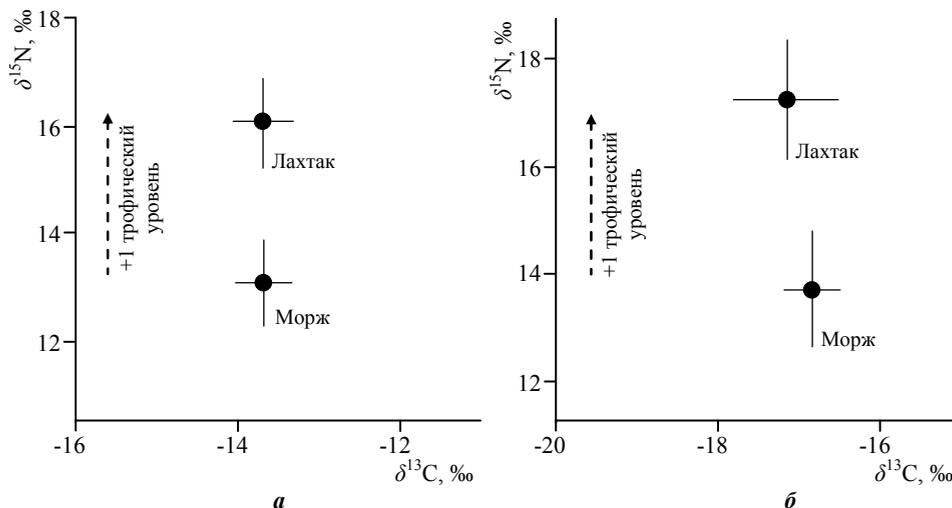


Рис. 1. Изотопный состав коллагена костей моржа и лахтака в прошлом (200 – 2500 лет назад) (а) и изотопный состав мышечной ткани моржа и лахтака в настоящее время (данные приведены по: Dehn, 2005) (б). Точками обозначены средние значения, линиями – стандартное отклонение

ставу от белков мышечной ткани, в частности значительно обогащён ^{13}C (Hobson, Clark, 1992; Hedges et al., 2006). Однако на взаимное расположение двух видов в изотопном пространстве и на их относительное трофическое положение тип измеряемой ткани не влияет. Из рис. 1 видно, что, как в современных экосистемах, так

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ

и в прошлом, лахтак располагался в трофической сети примерно на один уровень выше относительно моржа. Исходя из этого, можно заключить, что взаимное расположение двух видов в трофической сети бентосных экосистем и их специализация на разных объектах питания – не недавнее, как предполагалось, событие.

Таблица 1

Описательная статистика значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей моржа
в разные периоды позднего голоцена

Периоды времени, л. н.	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$, ‰				$\delta^{15}\text{N}_{\text{AIR}}$, ‰			
		ср. ± ст. откл.	мед.	min	max	ср. ± ст. откл.	мед.	min	max
200 – 700	11	-12.8±0.6	-12.7	-14.2	-11.7	14.3±2.7	13.0	12.3	21.3
750 – 1000	16	-12.8±0.6	-12.7	-14.0	-11.8	13.5±1.5	13.1	11.5	16.9
1000 – 1250	16	-12.5±0.4	-12.5	-13.0	-11.8	12.9±1.0	12.6	11.5	15.2
1250 – 1450	11	-12.9±0.4	-12.9	-13.4	-12.5	13.0±0.6	12.8	12.4	14.5
1450 – 1650	12	-12.9±0.4	-12.8	-13.9	-12.3	13.8±1.9	13.7	11.8	18.3
1650 – 1900	12	-12.7±0.3	-12.8	-13.3	-12.2	13.0±1.3	12.7	11.5	15.3
1900 – 2050	10	-12.7±0.3	-12.7	-13.2	-12.2	12.8±1.1	12.7	11.3	14.6
2050 – 2300	11	-12.6±0.4	-12.7	-13.0	-11.8	12.3±0.5	12.0	11.6	13.3
2300 – 2500	7	-12.8±0.5	-12.9	-13.4	-12.2	12.9±0.9	12.9	11.6	14.2

Благодаря тому, что образцы для исследования были отобраны из разных хронологических периодов, удалось детально восстановить динамику изотопного состава и, следовательно, питания обоих видов. Результаты представлены в табл. 1, 2 и на рис. 2.

Таблица 2

Описательная статистика значений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ коллагена костей лахтака
в разные периоды позднего голоцена

Периоды времени, л. н.	n	$\delta^{13}\text{C}_{\text{VPDB}}$, ‰				$\delta^{15}\text{N}_{\text{AIR}}$, ‰			
		ср. ± ст.откл.	мед.	min	max	ср. ± ст.откл.	мед.	min	max
200 – 700	12	-12.6±0.4	-12.7	-13.1	-11.8	16.1±1.3	16.3	13.6	18.1
750 – 1000	32	-12.7±0.8	-12.6	-15.1	-11.6	16.6±1.3	16.7	14.1	19.5
1000 – 1250	22	-12.9±0.7	-12.8	-14.5	-11.7	15.8±1.6	15.7	13.1	19.0
1250 – 1450	13	-12.7±0.4	-12.6	-13.4	-12.0	15.9±1.7	15.5	13.1	19.2
1450 – 1650	12	-12.6±0.5	-12.6	-13.7	-11.9	16.5±0.9	16.3	15.5	18.4
1650 – 1900	17	-12.6±0.5	-12.4	-13.5	-11.8	15.1±0.9	15.1	13.7	17.1
1900 – 2050	9	-12.7±0.7	-12.8	-13.7	-11.4	15.9±1.1	16.0	14.1	17.1
2050 – 2300	14	-12.5±0.5	-12.7	-13.0	-11.8	16.4±1.6	16.4	13.9	19.2
2300 – 2500	10	-12.6±0.4	-12.7	-13.1	-11.8	16.2±2.2	15.5	14.5	21.7

Сравнение содержания ^{15}N в коллагене костей моржа и лахтака в каждый из интервалов времени в промежутке 200 – 2500 лет назад показало, что на протяжении всего позднего голоцена лахтак существенно отличался от моржа по занимаемой трофической позиции (тест Манна – Уитни, во всех сравнениях $p < 0.01$). Вероятно, так же как и в современных экосистемах, наблюдаемые различия были следствием питания лахтака объектами более высоких трофических позиций, та-

кими как демерсальные рыбы. То есть на протяжении всего позднего голоцена морж и лахтак вряд ли имели перекрытия в питании настолько значимые, чтобы они приводили к конкуренции между видами.

Таким образом, гипотеза о недавних изменениях в трофических цепях бентосных экосистем Берингова и Чукотского морей, вызванных расхождением трофических ниш моржа и лахтака, не подтвердилась. С чем же связано в таком слу-

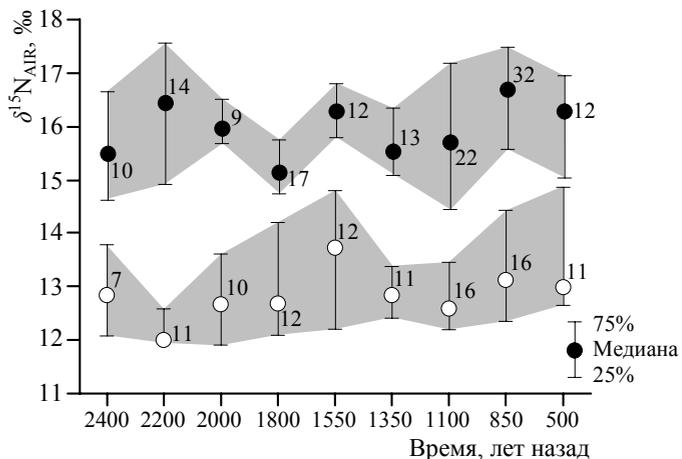


Рис. 2. Динамика изотопного состава коллагена костей моржа (○) и лахтака (●) в позднем голоцене

чае появление мнения о возможной пищевой конкуренции между видами? Почему в ранних работах, посвящённых питанию лахтака, недооценивают роль некоторых его пищевых объектов? Одним из наиболее вероятных объяснений этому может быть необъективность сравнения оценок питания, полученных различными методами. Образ жизни морских млекопитающих

накладывает ограничения на изучение их диеты и охотничьего поведения традиционными методами, такими как прямые наблюдения и изучение остатков пищи из желудочно-кишечного тракта. Быстрый метаболизм и труднодоступность животных (особенно в зимний период) приводят к тому, что получаемая информация о питании относится к очень коротким промежуткам времени и не отражает всю диету целиком. Тогда как изотопный анализ, напротив, позволяет оценить относительное трофическое положение животного за длительный период жизни (несколько лет в случае измерения коллагена кости и несколько месяцев в случае измерения мышечной ткани) (Tieszen et al., 1983; Hobson, Clark, 1992).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование изотопного метода применительно к последовательно накапливавшемуся в течение длительного времени фаунистическому материалу предоставляет возможность реконструкции некоторых аспектов экологии видов, живших в прошлом, и позволяет выявить процессы, протекающие в экосистемах во времени. В нашем случае удалось реконструировать особенности относительного трофического положения моржа и лахтака для всего позднего голоцена, т.е. последних 2500 лет. В течение всего этого периода в бентосных экосистемах шельфовой зоны Берингова и Чукотского морей оба вида, как и в настоящее время, занимали разные трофические ниши. Трофическое положение, занимаемое моржом, во все

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ

периоды позднего голоцена было примерно на один уровень ниже, чем трофическое положение, занимаемое лахтаком. Таким образом, гипотеза о недавних изменениях взаимного расположения двух этих видов в трофической сети бентосных экосистем не подтвердилась.

Автор выражает благодарность доктору биологических наук А. В. Тиуну (Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН) за помощь в проведении изотопного анализа и коллегам из лаборатории исторической экологии Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00655) и Программ «Живая природа: современное состояние и проблемы», «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем» и «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гептнер В. Г., Чапский К. К., Арсеньев В. А., Соколов В. Е. Млекопитающие Советского Союза. Ластоногие и зубатые киты. М. : Высш. шк., 1976. Т. 2, ч. 3. 718 с.

Гмурман В. Е. Теория вероятностей и математическая статистика. М. : Высш. шк., 2003. 479 с.

Горлова Е. Н., Крылович О. А., Савинецкий А. Б., Хасанов Б. Ф. Экология кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) Берингова пролива в позднем голоцене // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. Вып. 5. С. 546 – 553.

Динесман Л. Г., Киселева Н. К., Савинецкий А. Б., Хасанов Б. Ф. Вековая динамика прибрежных экосистем северо-востока Чукотки. М. : Аргус, 1996. 189 с.

Пихарев Г. А. Некоторые данные о питании дальневосточного лахтаки (*Erignathus barbatus* Pall.) // Изв. ТИНРО. 1941. Т. 20. С. 101 – 120.

Косыгин Г. М. Некоторые материалы по питанию лахтаки в Беринговом море в весенне-летний период // Изв. ТИНРО. 1966. Т. 58. С. 153 – 157.

Косыгин Г. М. Питание лахтаки *Erignathus barbatus nauticus* (Pallas) в Беринговом море в весенне-летний период // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 144 – 151.

Тихомиров Э. А., Кизеветтер И. В. Дальневосточные ластоногие / Центр. Бюро техн. информации Дальрыбы ТИНРО. Владивосток, 1966. 133 с.

Федосеев Г. А. Популяционная биология ледовых форм тюленей и их роль в экосистемах Северной Пацифики. Магадан : МагаданНИРО, 2005. 179 с.

Халафян А. А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. М. : Бином-Пресс, 2007. 512 с.

Хасанов Б. Ф., Крылович О. А., Савинецкий А. Б. Резервуар-эффект в Беринговом море : величина региональной поправки радиоуглеродных датировок морских организмов // Динамика современных экосистем в голоцене : материалы Третьей Всерос. науч. конф. / под ред. И. В. Аськеева, Д. В. Иванова. Казань : Отечество, 2013. С. 60 – 63.

Ambrose S. H. Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis // J. of Archaeological Science. 1990. Vol. 17, № 4. P. 431 – 151.

Antonelis G. A., Melin S. R., Bukhtiyarov Y. A. Early spring feeding habits of bearded seals (*Erignathus barbatus*) in the Central Bering Sea, 1981 // Arctic. 1994. Vol. 47. P. 74 – 79.

Boutton T. W. Stable carbon isotope ratios of natural materials II : atmospheric, terrestrial, marine and freshwater environments // Carbon isotope techniques / eds. D. C. Coleman, B. Fry. San Diego : Academic Press, 1991. P. 173 – 186.

Ceccanti B., Landi A., Bartoli F., Mallegni F., Masciandaro G., Carmignani A., Macci C. Study and control of the geochemical processes responsible of diagenetic alteration of archaeological bones // *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat., Mem. Serie A.* 2007. Vol. 112. P. 61 – 68.

Cleator H. J. The status of the bearded seal, *Erignathus barbatus*, in Canada // *Can. Field-Nat.* 1996. Vol. 110. P. 501 – 510.

Clementz M.T., Koch P.L. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel // *Oecologia.* 2001. Vol. 129, № 3. P. 461 – 472.

Dehn L.-A. Trophic relationships in an Arctic marine food web and implications for trace element dynamics. Ph.D. Fairbanks, 2005. 290 p.

DeNiro M. J. Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction // *Nature.* 1985. Vol. 317, № 31. P. 806 – 809.

Fay F. H., Bukhtiyarov Y. A., Stoker S. W., Shults L. M. Foods of the Pacific walrus in winter and spring in the Bering Sea // *Soviet-American Cooperative. Research on Marine Mammals.* U.S. Department of Commerce, NOAA, NMFS, 1984. Vol. 1. Pinnipeds. 104 p.

Fay F. H. Ecology and biology of the Pacific Walrus, *Odobenus rosmarus divergens*, Illiger // *North American Fauna.* 1982. Vol. 74. P. 1 – 279.

Finley K. J., Evans C. R. Summer diet of the bearded seal (*Erignathus barbatus*) in the Canadian high Arctic // *Arctic.* 1983. Vol. 36. P. 82 – 89.

France R. L. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae : foodweb implications // *Marine Ecology Progress Series.* 1995. Vol. 124. P. 307 – 312.

Hedges R. E. M., Stevens R. E., Koch P. L. Isotopes in bones and teeth // *Isotopes in palaeoenvironmental research. Developments in Paleoenvironmental Research Series / ed. M. J. Leng.* Dordrecht : Springer, 2006. Vol. 10. P. 117 – 146.

Hobson K. A., Clark R. G. Assessing avian diets using stable isotopes I : turnover of ^{13}C in tissues // *Condor.* 1992. Vol. 94, № 1. P. 181 – 188.

Hobson K. A., Sease J. L. Stable isotope analyses of tooth annuli reveal temporal dietary records : an example using steller sea lions // *Marine Mammal Science.* 1998. Vol. 14, № 1. P. 116 – 129.

Hobson K. A., Welch H. E. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis // *Marine Ecology Progress Series.* 1992. Vol. 84. P. 9 – 18.

Hobson K. A., Piatt F. J., Pitocchelli J. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships // *J. of Animal Ecology.* 1994. Vol. 63, № 4. P. 786 – 798

Jørkov M. L., Heinemeier J., Lynnerup N. Evaluating bone collagen extraction methods for stable isotope analysis in dietary studies // *J. of Archaeological Science.* 2007. Vol. 34, № 11. P. 1824 – 1829.

Koch P. L. Isotopic reconstruction of past continental environments // *Annual Review Earth and Planetary Sciences.* 1998. Vol. 26. P. 573 – 613.

Lehmann E. L. Nonparametrics : Statistical methods based on ranks. New York : Springer, 2006. 463 p.

Longin K. New method of collagen extraction for radiocarbon dating // *Nature.* 1971. Vol. 230. P. 241 – 242.

Lowry L. F., Frost K. J., Burns J. J. Feeding of bearded seals in the Bering and Chukchi Seas and trophic interaction with Pacific walruses // *Arctic.* 1980. Vol. 33. P. 330 – 342.

McNeely R., Dyke A. S., Southon J. Canadian marine reservoir ages : preliminary data assessment // *Geological Survey of Canada.* 2006. Open file 5049. URL: <http://geopub.nrcan.gc.ca> (дата обращения: 02.11.2013).

Montoya J. P. Natural abundance of ^{15}N in marine planktonic ecosystems // *Stable isotopes in ecology and environmental science / eds. R. Michener, K. Lajtha.* Malden ; Oxford ; Carlton : Blackwell Publishing Ltd, 2007. P. 176 – 201.

ИСТОРИЯ ТРОФИЧЕСКОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ДВУХ БЕНТОСОФАГОВ

Newsome S. D., Koch P. L., Etnier M. A., Aurioles-Gamboa D. Using carbon and nitrogen isotope values to investigate maternal strategies in northeast Pacific otariids // *Marine Mammal Science*. 2006. Vol. 22, № 3. P. 556 – 572.

O'Leary M. H. Carbon isotopes in photosynthesis // *BioScience*. 1988. Vol. 38. P. 328 – 336.

Pauly D., Trites A. W., Capuli E., Christensen V. Diet composition and trophic levels of marine mammals // *J. of Marine Science*. 1998. Vol. 55, № 3. P. 467 – 481.

Sheffield G., Grebmeier J. M. Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) : differential prey digestion and diet // *Marine Mammal Science*. 2009. Vol. 25, № 4. P. 761 – 777.

Simpkins M. A., Hiruki-Raring L. M., Sheffield G., Grebmeier J. M., Bengtson J. L. Habitat selection by ice-associated pinnipeds near St. Lawrence Island, Alaska in March 2001 // *Polar Biology*. 2003. Vol. 26. P. 577 – 586.

Snedecor G. W., Cochran W. G. Statistical methods. Iowa : Iowa State University Press, 1989. 503p.

Szpak P., Orchard T. J., McKechnie I., Gröcke D. R. Historical ecology of late Holocene sea otters (*Enhydra lutris*) from northern British Columbia : isotopic and zooarchaeological perspectives // *J. of Archaeological Science*. 2012. Vol. 39, № 5. P. 1553 – 1571.

Tieszen L. L., Boutton T. W., Tesdahl K. G., Slade N. A. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet // *Oecologia*. 1983. Vol. 57. P. 32 – 37.